©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Sitzungsber. Abt. I (1997) 204: 39–62

Sitzungsberichte
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse Abt. I
Biologische Wissenschaften und Erdwissenschaften

© Österreichische Akademie der Wissenschaften 1998
Printed in Austria

# Über die phylogenetische Herkunft und systematische Stellung der Gattung *Malacobdella* BLAINVILLE, 1827 (Nemertini, Bdellonemertini)

Von

W. SENZ

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 20. März 1997
durch das w. M. Heinz LÖFFLER)

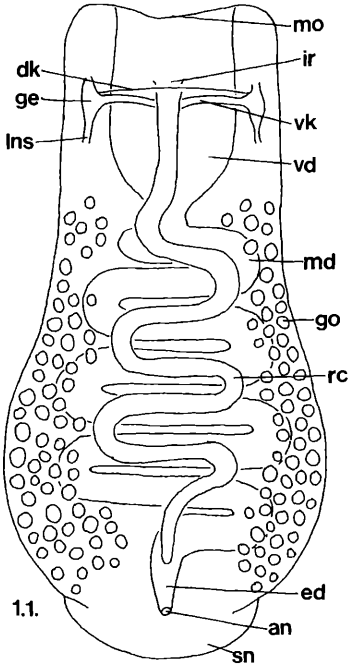
## Summary

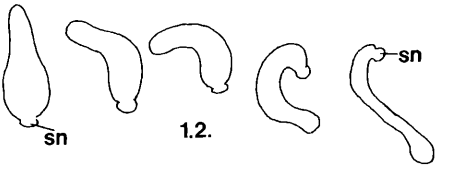
The classificatory position of *Malacobdella* (Nemertea: Bdellonemertea) is discussed. Evidence is provided that, contrary to traditional classification, *Malacobdella* shares no synapomorphic characters with Hoplonemertea, i.e. a hoplonemertean taxon. It is concluded that, due to current knowledge, *Malacobdella* should be interpreted as a specialised offshoot from the nemertean stock.

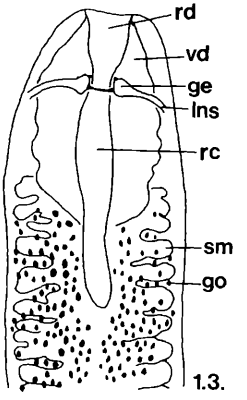
## Einleitung

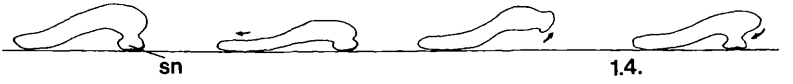
*Malacobdella* BLAINVILLE, 1827 ist eine der abweichendsten Nemertinen-Gattungen. Sie lebt entokommensal in der Mantelhöhle verschiedener lamellibrancher Muscheln, wo sie sich hauptsächlich von Bakterien, Algen, und Protozoen ernährt, die mit dem Wasserstrom in die Mantelhöhle der Muschel gelangen (GIBSON 1967, 1968). Zusätzlich werden auch größere Tiere verzehrt, z.B. Crustacea-Larven (GIBSON 1967, 1968). Nur selten dürfte der von der Muschel erzeugte Schleimstrang genutzt werden (GIBSON & JENNINGS 1969). Kleine Nahrungstücke werden von der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



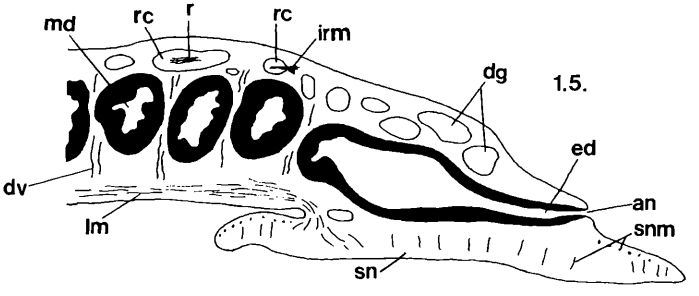




Abb. 1. **1.1** Übersichtsdarstellung der Organisation von *Malacobdella grossa* (MÜLLER, 1776) (nach RIEPEN 1933; stark verändert); **1.2** Formveränderbarkeit von *M. grossa* (Suchbewegung mit angeheftetem Saugnapf; nach EGGERS 1935; verändert); **1.3** *Gononemertes parasita* BERGENDAL, 1900: ähnelt *Malacobdella* aufgrund des umfangreichen, einfach gestalteten Vorderdarms (vgl. Text; nach BRINKMANN 1927; stark verändert); **1.4** Gleit-Schreiten bei *M. grossa* (nach EGGERS 1935; verändert); **1.5** Schematischer Längsschnitt durch das Körperhinterende von *M. grossa* (nach RIEPEN 1933; stark verändert). *an* Anus, *dg* Dorsal-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nemertine derart aufgenommen, daß mit dem Öffnen der Mundöffnung ein Wasserstrom in den voluminösen Vorderdarm (Fig. 2.2) gelangt, aus dem die Nahrungspartikel mittels der Vorderdarm-Papillen ausgefiltert werden. Größere Beutetiere werden mit dem unbewaffneten Rüssel überwältigt (GIBSON & JENNINGS 1969). Der Mitteldarm ist insofern untypisch für Nemertinen als er in Schleifen gelegt ist (Fig. 1.1), wohingegen Seitentaschen fehlen (RIEPEN 1933). In Zusammenhang mit der für Nemertinen untypischen, da hauptsächlich aus Pflanzen bestehenden Nahrung steht, daß zur Verdauung hauptsächlich Carbohydrasen in das Mitteldarmlumen sezerniert werden. Exo- und Endopeptidasen, die in den übrigen Nemertinen auftreten (soweit bekannt), fehlen (GIBSON & JENNINGS 1969). Auch die Egel-artige Lokomotion (Gleit-Schreiten) von *Malacobdella* (Fig. 1.4) ist für Nemertinen untypisch. Mit dieser hängen funktionell zusammen der gedrungene Körper und der posteriore Saugnapf (Fig. 1.1, 1.4, 1.5; EGGERS 1935).

*Malacobdella* ist die einzig bekannte Gattung der Bdellonemertini. Gegenwärtig werden fünf Arten unterschieden: *M. grossa* (MÜLLER, 1776), *M. japonica* TAKAKURA, 1897, *M. macomae* KOZLOFF, 1991, *M. minuta* COE, 1945 und *M. siliquae* KOZLOFF, 1991 (KOZLOFF 1991).

Seit *Malacobdella* zu den Nemertinen gerechnet wird, wird diese Gattung entweder in die Hoplonemertinen eingereiht, oder als deren Schwestertaxon aufgefaßt. Beide zusammen bilden das Taxon Enopla. Ausschlaggebend hierfür ist primär die Lage des Nervensystems proximal der Körperwand, und die preseptale Lage der Mundöffnung. Dies soll als Enopla-Theorie bezeichnet werden.

Bisher fehlt eine eingehende Analyse der systematischen Position *Malacobdellas*. Dies mag mit der kommensalen Lebensweise dieser Tiere zusammenhängen, die von vornherein Probleme für die Unterscheidung apo- und plesiomorpher Merkmale signalisiert: "The genus *Malacobdella* also lives under such unnatural circumstances for a Nemertine that all kinds of anomalies may be expected" (WIJNHOFF 1914: 296). SENZ (1993a) stellt das Vorhandensein von Synapomorphien *Malacobdellas* und den Hoplonemertinen, bzw. einem Hoplonemertini-Taxon, in Frage. Da dies weiter nicht hinterfragt worden ist, wurde *Malacobdella* mit dem Hinweis

---

Abb. 1. (*Contd.*)
gefäß, *dk* Dorsalkommissur, *dv* Dorsoventral-Muskulatur, *ed* Enddarm, *ge* Gehirn, *go* Gonade, *ir* Insertion des Rüsselapparates, *irm* Insertion des Retraktormuskels, *lm* Längsmuskelschicht der Körperwand, *lns* Längsnervenstrang (Vorderende), *md* Mitteldarm, *mo* Mundöffnung, *r* Retraktormuskel des Rüssels, *rc* Rhynchocoel, *rd* Rhynchodaeum, *sm* Seitentasche des Mitteldarms, *sn* Saugnapf, *snm* Saugnapf-Muskulatur, *vd* Vorderdarm, *vk* Ventralkommissur des Gehirns

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

'Stellung inc. sed.' in den Enopla belassen. In vorliegender Arbeit soll dieses Problem genauer behandelt werden. Die Studie basiert auf histologischen Präparaten von Individuen von *Malacobdella grossa* aus der Kieler Förde.

## 1. Zur Validität der Enopla-Theorie

### 1.1 Geschichtliche Wurzeln der Enopla-Theorie

*Malacobdella grossa*, die Typusart der Gattung, wurde erstmals 1776 von Müller als *Hirudo grossa* beschrieben und den Hirudineen zugeordnet. 1847 wurde die Art von Frey & Leukart zu den Nemertinen gestellt. Dies blieb von der Forschung unberücksichtigt. Unabhängig von Frey & Leukart vollzog Semper (1876) den gleichen Schritt, der nun langsam Akzeptanz fand, obschon Vaillant noch 1893 für *Malacobdella* eine eigene Ordnung, Bdellomorphae, einrichtete, die er zwischen den Ordnungen Teretularia (= Nemertini) und Hirudines einreihte.

Die erste konkrete Einordnung *Malacobdellas* im System der Nemertinen stammt von Bürger (1895). Dieser sah in *Malacobdella* aufgrund der preseptalen Lage der Mundöffnung, der zweischichtigen Körperwand-Muskulatur und der Lage des Nervensystems proximal der Körperwand eine Hoplonemertine. Um diese Theorie adequat verstehen zu können ist der historische Hintergrund zu beachten, vor dem Bürger agierte:

Nach der An- bzw. Abwesenheit des Stilett-Apparates des Rüssels teilte Schultze (1851, 1853; aufbauend auf Anmerkungen Johnstons; vgl. Keferstein 1862, McIntosh 1873–74) die Nemertinen in die Enopla und Anopla. Bald stellte sich heraus, daß das Taxon Anopla, im Gegensatz zu Enopla, keine natürliche Einheit darstellt. Die beiden wichtigsten Beiträge hierzu sind jene von McIntosh (1873/74) und Hubrecht (1879). Die Revision der Systematik von McIntosh ist zugleich die erste, die explizit histologische Ergebnisse beachtet, wodurch vor allem die Anatomie der Körperwand und die Lage des Nervensystems stark an Bedeutung gewann. Hubrecht, der im Gegensatz zu McIntosh das Taxon Anopla vollständig auflöste, verwendete ebenfalls diese Merkmale, legte aber das Hauptgewicht auf die Ausbildung der Kopffurchen, ein Merkmal, dem schon in der Zeit vor McIntosh große systematische Bedeutung beigemessen worden ist.

Bürger (1895, 1897/07) erkannte ebenfalls die Notwendigkeit der Aufspaltung der Anopla, wie auch, daß der Ausbildung der Kopffurchen nicht der von Hubrecht beigemessene systematische Wert zukommt. Er konzentrierte sich demzufolge auf die von McIntosh angeführten Merkmale: „Von derartigen Gesichtspunkten, . , geleitet wird man die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nemertinen zuerst sondern müssen in diejenigen mit 2- und die mit 3-schichtigem Hautmuskelschlauch. Die Gruppe I [Hautmuskelschlauch zweischichtig] zerfällt je nach der Lage, welche die Seitenstämme einnehmen, in vier Abtheilungen: 1. *Carinina* [Seitenstämme epidermal], 2. *Carinella*, *Hubrechtella* [Seitenstämme subepidermal], 3. *Carinoma, Cephalothrix* [Seitenstämme zumindest teilweise innerhalb der Körperwand], 4. Hoplonemertini [Seitenstämme proximal der Körperwand]" (BÜRGER 1895: 494). Die 1. und 2. Abteilung bilden bei BÜRGER die Protonemertini, die 3. Abteilung die Mesonemertini und die 4. Abteilung die Metanemertini (= Enopla SCHULTZE bzw. Hoplonemertini HUBRECHT).

BÜRGER orientierte sich also bei der systematischen Einordnung der Hoplonemertinen an der Einwärtsverlagerung des Nervensystems. Diese Idee findet sich bereits bei HUBRECHT (1879), der das Genus *Polia*, das dieser zu den Palaeonemertinen rechnete, als Verbindungsglied zwischen den Hoplonemertinen und der Nemertinen-Basis einreihte. BÜRGER erkannte, daß es sich bei dieser Gattung aber um eine Heteronemertine handelt, was zu einem geänderten Verständnis ihrer Körperwand führte (vgl. hierzu SENZ 1992). Dies bedingte wiederum, daß die Lage des Nervensystems dieser Gattung nicht mehr als zwischen der Situation in den Hoplonemertinen und an der Nemertinen-Basis vermittelnd angesehen werden konnte. Wenn BÜRGER daher diese intermediäre Lage in den Cephalothriciden (und Carinomiden) gegeben sah, so bedeutet die daraus resultierende Mesonemertini-Theorie (vgl. oben) eine Weiterentwicklung des HUBRECHTschen Ansatzes.

Schon wenige Jahre später wies WIJNHOFF (1912, 1913) darauf hin, daß BÜRGER in einer Weise das Nervensystem analysiert, die dem phylogenetischen Standpunkt nicht gerecht wird. WIJNHOFF lehnte daher die Mesonemertini-Theorie ab und forderte die Rückkehr zu der SCHULTZEschen Dichotomie Anopla-Enopla. Dies bedeutet aber, daß WIJNHOFF zwar den aus phylogenetischer Sicht defizitären Charakter der Mesonemertini-Theorie erkannte, darüber aber übersah, daß diese Theorie Ausdruck jener mit MCINTOSH beginnenden Theoriendynamik ist, die darum bemüht ist, die aus phylogenetischer Sicht ebenfalls unhaltbare Anopla-Theorie überwinden zu können. Diese Dynamik wird durch WIJNHOFFs Restauration der Anopla-Theorie aufgelöst.

Die WIJNHOFFsche Position stellt somit einen Rückschritt dar, an dem für vorliegende Arbeit vor allem die inkonsequente Beachtung phylogenetischer Sachzwänge von Bedeutung ist. Die unzulässige Verwendung des Nervensystems bei BÜRGER wird von WIJNHOFF nämlich nur relativ zur Mesonemertini-Theorie gesehen, nicht aber, und hierin liegt die zentrale Widersprüchlichkeit, relativ zur Enopla-Theorie. Die Zugehörigkeit

©Akademie d. Wissenschaften Download unter www.biologiezentrum.at

*Malacobdellas* zu den Enopla wird nämlich weiterhin aus der Lage des Nervensystems (und jener der Mundöffnung; vgl. unten) abgeleitet, ganz so wie bei BÜRGER. Diese Ausklammerung der Enopla-Theorie geschieht ohne Grundlage. Gerade die innerhalb der Nemertinen herrschende Tendenz zur Einwärtsverlagerung des Nervensystems (vgl. BÜRGER 1895) legt den Gedanken an die Möglichkeit konvergenter Bildungen nahe. Hier ist zudem die schwache Körperwand-Muskulatur und die dicke Mesenchym-Schicht in *Malacobdella* zu beachten (Fig. 2.4.), zwei apomorphe Merkmale innerhalb der Nemertinen (vgl. SENZ 1997). Beide Merkmale sind prädestiniert dafür, daß mit ihrer Ausbildung eine Einwärtsverlagerung des Nervensystems aus einer subepidermalen Lage in die Mesenchym-Schicht auftritt, unabhängig von jener der Hoplonemertinen.

## 1.2 Gegenwärtige Positionen der Enopla-Theorie

Das System WIJNHOFFS blieb bis zu IWATA (1960) Grundlage der Einteilung der Nemertinen. IWATA behält die SCHULTZEsche Dichotomie bei, schafft aber innerhalb der Anopla die neue Ordnung Archinemertini. Diese enthält die Cephalothricidae. Aus den Archinemertinen leitet IWATA (1960, 1985) einerseits die übrigen Anopla ab, andererseits die Hoplo- und Bdellonemertinen.

Bei IWATA erfolgt also, wie bei BÜRGER, die stammesgeschichtliche Ableitung der Enopla aus einem Taxon, das die Cephalothriciden einschließt. Einmal heißt dieses Taxon Meso-, dann Archinemertini. Kann IWATA seiner Archinemertini-Theorie Argumente zugrundelegen, die BÜRGER übersehen hat, und die dieses Verwandtschaftsverhältnis rechtfertigen? Hierzu zunächst die beiden entscheidenden Passagen in IWATAS Arbeiten:

"In the systematic map of the Nemertea given by IWATA (1960), the order Hoplonemertea was placed above the Archinemertea. The reason for this arrangement lies in the fact that in both orders the rudiments of the nervous organ are invaginated into a blastocoelic space at the gastrula stage of the egg. In the Archinemertea, however, they are extended in the longitudinal muscle layer of the body wall, whilst in the Hoplonemertea they lie either inside the muscular layers or in the parenchyma. In either instance, the position of the mouth in the hoplonemerteans is clearly more advanced than that in the archinemerteans" (IWATA 1975: 524–5); "In the archinemerteans, *Procephalothrix simulus* and *P. filiformis*, an angle of 60° is formed [in der Larve] by the long axis of the body and the stomodaeum or foregut, whereas in the palaeonemertean, *Tubulanus punctatus*, the angle formed by these axes is 45° These features indicate that the shape of the head and the location of the mouth constitute an important criterion for nemertean taxonomy" (IWATA 1985: 32–3).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Diese Zitate zeigen, daß keineswegs neue Merkmale in die Diskussion eingeführt, sondern die traditionell verwendeten Merkmale in neuem, embryologischem, Gewand wiederholt werden.

Vor diesem Hintergrund sind auch IWATAS Stellungnahmen zur systematischen Position von *Malacobdella* im Sinne der Enopla-Theorie zu sehen:

"The genus *Malacobdella*, . . , is provided with lateral nerves inside the muscular layers of the body wall, as in the other members of the Hoplonemertea. It is for this reason that it is included as a suborder of the Hoplonemertea. The axiality of the egg and larva and the formation of the nervous organ are as in other hoplonemerteans for the development of *Malacobdella grossa* (HAMMARSTEN 1918)" (IWATA 1975: 525).

Nirgendwo wird hier (wie bei BÜRGER) die Möglichkeit in Betracht gezogen, daß die Ähnlichkeiten zwischen *Malacobdella* und den Hoplonemertinen Konvergenzen darstellen könnten.

Soweit es das Nervensystem anbelangt braucht diesbezüglich nur an die WIJNHOFFsche Kritik an BÜRGERs Position in der oben gegebenen erweiterten Form erinnert zu werden. Auch die Lage der Mundöffnung, bzw. die von IWATA damit thematisierten Achsenverhältnisse, bieten allen Grund zur Vorsicht. Es ist direkt einsichtig, daß für die filtrierende Ernährungsweise *Malacobdellas* eine terminal liegende Mundöffnung, wie sie bei *Malacobdella* auftritt, funktionell am günstigsten ist, da diese hierdurch frei mit dem Wasserkörper, dem die Nahrung entzogen werden soll, in Verbindung steht. Hinzu kommt, daß die filtrierende Ernährungsweise *Malacobdellas* funktionell mit einem voluminösen Vorderdarm gekoppelt ist. Zugleich ist die Organisation *Malacobdellas* auf keinen typisch entwickelten Preseptalraum (vgl. SENZ 1997) angewiesen. Dies kann daraus gefolgert werden, daß das konstitutive Organ des Preseptalraumes, die Kopfdrüse (vgl. SENZ 1997) in *Malacobdella* fehlt (RIEPEN 1933). Daher kann begründeter Weise die Meinung vertreten werden, daß in der Ahnenreihe, die zu *Malacobdella* führte, in Zusammenhang mit den funktionellen Optionen einer kommensalen Lebensweise im Pallial-Raum von Muscheln, eine Vergrößerung des Vorderdarms und die Verlagerung der Mundöffnung nach vorne, bei gleichzeitiger Auflösung des ursprünglich gestalteten Preseptalraumes (vgl. SENZ 1993b) aufgetreten ist. Es besteht also keine Notwendigkeit, im Sinne der Enopla-Theorie davon auszugehen, daß die Lage der Mundöffnung in *Malacobdella*, und damit die von IWATA angesprochenen Achsenverhältnisse, homolog den Verhältnissen in den Hoplonemertinen sind. Die Verhältnisse in *Malacobdella* können also auch aus einer postcerebralen Lage der Mundöffnung abgeleitet werden, wie sie in den anoplen Nemertinen auftritt.

Seit IWATAS Veröffentlichungen sind vier Theorien zur Hoplonemertinen-Systematik publiziert worden. Mit Ausnahme von SENZ (1993a) wird

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

in diesen die Enopla-Theorie nicht in Frage gestellt, wobei SUNDBERG (1990) die Position *Malacobdellas* aus der Analyse weitestgehend ausklammert, sodaß auf diese Studie nicht weiter eingegangen werden soll. Die beiden verbleibenden Theorien argumentieren folgendermaßen:

GIBSON (1988) begründet seine Eingliederung *Malacobdellas* in die Hoplonemertinen mit dem IWATAschen Argument der "identical axial relationships" (GIBSON 1988: 72) in den Eiern und Larven der Hoplonemertinen und *Malacobdella*. Das Fehlen des Stilett-Apparates in *Malacobdella* führt GIBSON auf eine Reduktion in Zusammenhang mit der Lebensweise zurück.

CRANDALL (1993) versteht *Malacobdella* und die Hoplonemertinen als Schwestertaxa. Seiner Meinung nach weisen der sinusförmige Mitteldarm in *Malacobdella*, wie auch ultrastrukturelle Unterschiede der Gefäßwand in *Malacobdella* und den Hoplonemertinen (vgl. JESPERSEN & LÜTZEN 1988) auf eine frühe stammesgeschichtliche Trennung beider Taxa innerhalb der Enopla hin. Die Möglichkeit dafür, beide Taxa als Schwestertaxa auffassen zu können, leitet CRANDALL aus dem IWATAschen Argument bezüglich der Achsenverhältnisse ab, wie auch hieraus: "The Enoplan proboscis is characteristically divided into three distinct regions: anterior chamber, bulb, and posterior chamber. Even *Malacobdella* exhibits this basic structure, whether one regards its lack of armature as primitive or as secondary loss" (CRANDALL 1993: 117).

Dieses Argument gilt es genauer zu beachten: Innerhalb der polystiliferen Hoplonemertinen tritt ein zweiteiliger Rüssel auf, wobei am Hinterende des vorderen Abschnitts die Stilett-Kammer liegt (STIASNY-WIJNHOFF 1923, 1936). In den monostiliferen Hoplonemertinen ist der, den Stilett-Apparat enthaltende Teil differenzierter entwickelt, sodaß ein eigener, mittlerer, Abschnitt vorliegt (STIASNY-WIJNHOFF 1923, 1936). In den anoplen Nemertinen fehlt der Stilett-Apparat und damit diese Form der Gliederung des Rüssels. Jene Positionen innerhalb der Enopla-Theorie, die *Malacobdella* innerhalb der Hoplonemertinen ansiedeln, sprechen von einer sekundären Reduktion des Stilett-Apparates und der regionalen Differenzierung (vgl. oben, GIBSON 1988), von der aber noch Anzeichen zu erkennen sein sollen. Diese Annahme tritt auch in einigen jener Positionen auf, die *Malacobdella* als Schwestertaxon der Hoplonemertinen auffassen (vgl. oben, CRANDALL 1993).

Primär ist hierfür der sogenannte Bulbus am Hinterende des Rüssels von *Malacobdella* verantwortlich: „Der Rüssel der Bdellomorpha, denen ein Stilett-Apparat fehlt, läßt eine Scheidung in nur zwei Abschnitte erkennen. Der eine entspricht dem vorderen Rüsselcylinder der Hoplonemertinen, der andere, zwiebelfömige, die Endblase, vielleicht dem mittleren" BÖHMIG (1929: 24). Dies geht auf HOFFMANN (1877/78: 9) zurück:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

„Der hintere Theil des drüsigen Rüsselabschnittes endigt in einem Blindsack, gerade wie bei anderen Nemertinen". KENNEL (1877/78) nennt diese Struktur 'Endblase' und VERRILL (1892: 444) unterscheidet "a rudimentary bulb and sac", woraus er schließt: "[Bdellonemertea] is united to the Enopla mainly on the account [of these structures] which certainly indicate some relationship". Diese Ansicht VERRILLs wurde später von mehreren Autoren übernommen (z.B.: BÖHMIG 1929, BRINKMANN 1927, BÜRGER 1897/1907). Diese Autoren gehen davon aus, daß der Rüssel von *Malacobdella*, insofern als der Endbulbus an den Retraktormuskel anschließt, dem anterioren Abschnitt des Hoplonemertinen-Rüssels entspricht, dessen posterior Teil reduziert ist.

Bereits RIEPEN (1933) konnte darauf hinweisen, daß ein solcher Endbulbus, im Sinne einer individualisierten Region des Rüssels, in *Malacobdella* nicht existiert. Bei der von den genannten Autoren angesprochenen Struktur handelt es sich lediglich um das Hinterende des Rüssels, dessen Epithel der Papillen entbehrt, sodaß der Eindruck entsteht, als wäre das Lumen des (invaginierten) Rüssels erweitert (RIEPEN 1933). *Malacobdella* besitzt somit einen einheitlich gebauten Rüssel, ohne jegliche Anzeichen einer Reduktion des Stilett-Apparates und der Gliederung, wie sie bei den Hoplonemertinen auftritt. Hinzu kommt, daß von keiner kommensalen Hoplonemertine eine völlige Reduktion des posterioren Abschnittes des Rüssels bekannt ist (vgl. Tabelle 1). Dies trifft auch auf *Gononemertes parasita* BERGENDAL, 1990 zu, deren Rüssel einen extrem stark reduzierten mittleren Abschnitt besitzt (BERGENDAL 1900, BRINKMANN 1927).

Dies bedeutet, daß die kommensale Lebensweise und filtrierende Ernährungsweise *Malacobdellas* zwar die diskutierten Reduktionen erklären könnten, für die Annahme, daß diese tatsächlich stattgefunden haben, aber zunächst Hinweise dafür vorliegen müßten, daß die Vorfahren dieser Tiere Stilett-Apparat und regionale Differenzierung besessen haben. Gerade diese fehlen aber.

In Zusammenhang mit dem Rüssel müssen zwei weitere Argumente behandelt werden:

Sensu WIJNHOFF (1914) besitzt der Rüssel der Nemertinen primär eine äußere Ring- und innere Längsmuskelschicht (Palaeo-Typ). Bei den Hoplonemertinen, wie auch in *Malacobdella* besitzt der Rüssel aber eine zusätzliche innere Ringmuskelschicht (RIEPEN 1933), sodaß hier unter Umständen ein synapomorphes Merkmal vorliegt. Zwischenzeitlich sind aber auch anople Nemertinen mit einer derartigen inneren Ringmuskelschicht bekannt geworden (z.B. *Tetramys ramicerebrum* IWATA, 1957, *Hubrechtella queenslandica* GIBSON, 1979, *H. globocystica* SENZ, 1993; GIBSON 1979, IWATA 1957, SENZ 1993c). Zudem waren WIJNHOFF (1914) nur zwei Hoplonemertinen mit einer Palaeo-Typ Rüssel-Muskulatur bekannt

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(*Uniporus borealis* (PUNNETT, 1901), *Zygonemertes* MONTGOMERY, 1897). Diese Zahl hat sich seither deutlich erhöht (z.B. *Aegilonemertes chlorophthalma* GIBSON, 1990, *Atrionemertes greenlandica* SENZ, 1993, *Eonemertes emmyakos* GIBSON, 1990, *E. macrophthalma* GIBSON, 1990, *Meionemertes polygonimos* GIBSON, 1986, *Tetranemertes rubrolineata* (KIRSTEUER, 1965), *Pantinonemertes winsori* MOORE & GIBSON, 1981, *Oerstedia tenuicollis* (KIRSTEUER, 1963), *O. similiformis* (FRIEDRICH, 1935), *Pheroneonemertes dianae* GIBSON, 1990, *Plectonemertes sinensis* GIBSON, 1990, *Tetratemma verinigrum* IWATA 1954, *T. diadema* HUBRECHT, 1879; FRIEDRICH 1935a, b, GIBSON 1986a, b, 1990a, b, KIRSTEUER 1963, 1965, MOORE & GIBSON 1981, SENZ 1993d, STIASNY-WIJNHOFF 1916). Beachtet man dies, wie auch daß die Anordnung der Muskelschichten des Rüssels innerhalb der Nemertinen eine beachtliche Variabilität aufweist (vgl. NORENBURG 1993), so wird evident, daß die innere Ringmuskelschicht des Rüssels in *Malacobdella* und den Hoplonemertinen ohne stützende Argumente nicht begründet als synapomorphes Merkmal angesprochen werden kann.

Selbiges gilt für die in *Malacobdella* und den Hoplonemertinen übereinstimmend ausgebildete Lage der Rüsselnerven innerhalb der Längsmuskelschicht des Rüssels. Ursache hierfür ist zunächst, daß die Lage der Rüsselnerven innerhalb der Nemertinen variabel ist (vgl. NORENBURG 1993). Zudem ist zu beachten, daß der Rüssel ein Derivat der Körperwand ist, wobei aus Sicht des Autors (vgl. SENZ 1997) nicht auszuschließen ist, daß Änderungen im Bereich der Körperwand, im konkreten Fall die Einwärtsverlagerung des Nervensystems in *Malacobdella* und den Hoplonemertinen, Auswirkungen auf die Struktur des Rüssels besitzen (und umgekehrt).

Der Vollständigkeit wegen muß erwähnt werden, daß *Malacobdella* ein Paar Rüsselnerven-Wurzeln besitzt, während die meisten Hoplonemertinen mehrere Rüsselnerven-Wurzeln aufweisen. RIEPEN (1933: 487) leitet hieraus ab: „daß den Übereinstimmungen bezüglich der Anatomie zwischen *Malacobdella* und den Hoplonemertinen einige wesentliche Charaktere gegenüberstehen, die eher zu den Anopla als zu den Enopla hinüberleiten. In dieser Hinsicht sind vor allem die bisher völlig unbekannten Rüsselnerven zu nennen". Hierzu ist anzumerken, daß die Situation innerhalb der Hoplonemertinen keineswegs so einheitlich ist, wie RIEPEN dies andeutet (vgl. SENZ 1993a). Zudem zeichnet sich das Gehirn *Malacobdellas* durch ungewöhnlich lange Kommissuren aus (Fig. 1.1), ein apomorphes Merkmal innerhalb der Nemertinen. Zur Untermauerung der RIEPENschen Ansicht müßte daher zuerst nachgewiesen werden können, daß dies keinen entwicklungsbiologischen Einfluß auf die Struktur der Wurzelregion der Rüsselnerven besitzt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Faßt man die Argumente den Rüssel betreffend zusammen, so zeigt sich, daß dieses Organ keine Möglichkeit der Rechtfertigung der Enopla-Theorie bietet. Die auftretenden anatomischen Übereinstimmungen sind keineswegs notwendig als Synapomorphien beider Taxa zu verstehen. Die regionale Differenzierung des Rüssels *Malacobdella*s existiert zudem nicht und von ihrer Reduktion, bzw. jener des Stilett-Apparates, ließe sich nur sprechen, wenn die Enopla-Theorie auf anderem Wege bereits plausibel gemacht werden hätte können. Nur in diesem Fall ließe sich trotz des Fehlens der Differenzierung und des Stilett-Apparates im *Malacobdella*-Rüssel auf die Anwesenheit beider Merkmale in den Vorfahren *Malacobdella*s schließen.

Die angesprochene Rechtfertigung der Enopla-Theorie existiert aber nicht, da, wie ausgeführt, die beiden Hauptargumente dieser Theorie, die Lage des Nervensystems und der Mundöffnung betreffend, aus phylogenetischer Sicht nicht haltbar sind. Genauerhin liegt hier vor, daß die Inkonsequenz der WIJNHOFFschen Kritik an BÜRGER, insofern als nur die Mesonemertini- nicht aber auch die Enopla-Theorie abgelehnt wurde, daß diese Inkonsequenz also zu einer Art 'Rechtfertigung' der Enopla-Theorie geriet, insofern als diese die Abkehr von dem BÜRGERschen System überlebte. Letztlich überlebte diese Theorie bis heute, da die Position IWATAS, auf den sich die modernen Formen der Enopla-Theorie beziehen (vgl. oben), lediglich eine Wiederholung der Theorie BÜRGERS in embryologischem Gewand darstellt. Dies bedeutet, daß in allen Formen der Enopla-Theorie die Lage des Nervensystems und der Mundöffnung als Grundlage herangezogen werden, ohne, daß in einer von ihnen der Nachweis geführt wird, daß die thematisierten Übereinstimmungen nicht konvergente Bildungen darstellen. Die Enopla-Theorie soll daher zurückgewiesen werden.

## 2. Eine Alternative zur Enopla-Theorie

Aufgrund obiger Aussagen muß die systematische Stellung *Malacobdella*s zunächst als völlig ungewiß angenommen werden. Es bleibt auch die Möglichkeit bestehen, daß *Malacobdella* und die Hoplonemertinen nächst verwandt sind, da die Enopla-Theorie keineswegs alle Möglichkeiten ausschöpft, diese Verwandtschaft zu begründen.

### 2.1 Vorbemerkung

Dem vorangegangen Abschnitt ist zu entnehmen, daß die Enopla-Theorie nicht zuletzt deshalb abzulehnen ist, da sie typologische Argumente für eine phylogenetische Analyse heranzieht. SENZ (1997) versucht

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nachzuweisen, daß die traditionelle Form der Systematik und Phylogenie in der Nemertinen-Forschung hiermit zusammenhängend allgemein ein reduktionistisches Element enthält, das Evolution nicht auf adequate Weise beachten läßt. Prinzipiell rührt dies daher, daß der unvermittelte Vergleich phänotypischer Merkmale in verschiedenen Taxa als alleinige Basis für Schlußfolgerungen herangezogen wird. Derart wird zu beachten verabsäumt, daß die betrachteten Merkmale Manifestationen einer übergeordneten integrativen Ebene sind, dem Bauplan, der über eine materiale Basis verfügt, die für den evolutiven Wandel richtunggebend ist. Von besonderer Bedeutung ist hierbei der sogenannte Ordnungsparameter eines Taxons. Dieser entsteht durch einen dissipativen Akt einer davor linear ablaufenden evolutiven Änderung (für Details siehe SENZ 1997). Als zentraler richtunggebender Faktor ist er von konstitutiver Bedeutung für die Ausbildung der Grenzen des neu auftretenden Bauplanes. Die systematische Einordnung eines Taxons sollte daher nicht auf dem erwähnten unvermittelten Vergleich phänotypischer Merkmale basieren, sondern auf der Rekonstruktion der phylogenetischen Geschichte, als Funktion der soeben skizzierten evolutiven Prozessualität.

Kann die systematische und phylogenetische Forschung dieser Prozeßualität nicht Rechnung tragen, etwa aufgrund des aktuell gegebenen Wissenstandes, so muß es bei einer klassifikatorischen Wissensordnung belassen werden. Diese wird auf dem angesprochenen unvermittelten Vergleich einzelner phänotypischer Strukturen basieren.

SENZ (1997) verweist zudem auf die Hindernisse, die der gegenwärtigen Nemertinen-Forschung entgegentreten, da über die materiale Basis der intra-organismischen Mechanismen nichts bekannt ist. Die gegenwärtige Forschung ist daher auf die Analyse der Manifestierung der Gesetzlichkeit des Bauplans in der phänotypischen Ebene angewiesen. Hierbei leistet vor allem die Analyse der in der phänotypischen Ebene auftretenden funktionellen Interdependenzen gute Dienste. Zu beachten ist hierbei, daß diese Analyse tatsächlich im Dienste des Auffindens des Ordnungsparameters durchgeführt wird (vgl. SENZ 1997). Wesentlich ist hieran auch, daß die einzelnen postulierten evolutiven Schritte funktionell einsichtig sind und dem Parsimonieprinzip entsprechen.

### 2.2 Zur phylogenetischen Herkunft von *Malacobdella*

Zweifellos stehen die kommensale Lebensweise und damit zusammenhängend die filtrierende Ernährung in ursächlichem Zusammenhang mit der Ausbildung des abgeleiteten Charakters des Bauplans von *Malacobdella* (vgl. Einleitung). Es soll daher zunächst der Versuch unternom-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

men werden, von der Organisation von *Malacobdella* all jene Merkmale zu abstrahieren, die funktionell mit diesen beiden biologischen Merkmalen derart verbunden sind, daß davon ausgegangen werden kann, daß sie mit diesen neu aufgetreten sind.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die filtrierende Ernährung *Malacobdella*s mit der endständigen Lage der Mundöffnung funktionell gekoppelt ist. Zudem wurde ausgeführt, daß zunächst nicht entschieden werden kann, ob sich diese Lage der Mundöffnung aus einer pre- oder postseptal liegenden Mundöffnung der Vorfahren entwickelt hat.

Für die Beurteilung der tonnenförmigen Gestalt des Vorderdarms und seiner Papillen ist zunächst zu klären, ob *Malacobdella* einen regional differenzierten Vorderdarm besitzt? Beschreibungen des Vorderdarms in *Malacobdella* erwecken regelmäßig den Eindruck, daß diese Differenzierung auftritt, wobei zu beachten ist, daß diese für die Hoplonemertinen, nicht aber für die anoplen Nemertinen charakteristisch ist (vgl. FRIEDRICH 1955, 1956). BÜRGER (1895) spricht sich dafür aus, daß der Vorderdarm auf den Bereich zwischen dem Vorderende des Mitteldarms und der Öffnung der Rüsselinsertion in den Darmtrakt beschränkt ist. Den davor liegenden und bis zur Mundöffnung reichenden Bereich bezeichnet BÜRGER als Atrium (Terminologie z.B. von BRINKMANN, 1927, übernommen). BÜRGER weist selbst darauf hin, daß sich 'Vorderdarm' und 'Atrium' weder anatomisch noch histologisch unterscheiden. Andere Autoren bezeichnen die posteriore Verjüngung des Vorderdarms als Ösophagus, den davor liegenden Abschnitt als Pharynx (z.B. GIBSON & JENNINGS 1969, KOZLOFF 1991). Sensu GIBSON & JENNINGS (1969) zeichnet sich der Ösophagus durch das Fehlen der Papillen und ein dickeres Epithel aus. In *Malacobdella macomae* und *M. siliquae* besitzt der Ösophagus zunächst einen triradiaten Querschnitt, der nach hinten zu zunächst U-förmig wird, bis der Ösophagus letztlich ein einfaches Rohr darstellt (KOZLOFF 1991). Eigene Beobachtungen an *M. grossa* brachten das Ergebnis, daß der sogenannte Ösophagus keine individualisierte Struktur darstellt, sondern lediglich jene Verjüngung des Vorderdarms, die nötig ist, um den geringeren Durchmesser des Mitteldarms zu erreichen. Daß es hierbei zu einer Reduktion der Papillen kommt ergibt sich von selbst. Hiermit könnte zusammenhängen, daß das Epithel des 'Ösophagus' dicker ist als jenes des 'Phyranx'. Dieser Unterschied wäre dann nicht Ausdruck davon, daß hier zwei verschiedene Strukturen vorliegen, sondern davon, daß innerhalb einer Struktur eine Änderung auftritt. Für diese Einheitlichkeit spricht auch: "The oesophageal epithelium contains a few basophilic gland cells but in the surrounding parenchyma there occur large numbers of irregularly shaped basophilic cells with dimensions and histochemical properties ['filled with coarsely particulate proteinaceous PAS-positive material'

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

GIBSON & JENNINGS 1969: 21] identical to those around the pharynx" GIBSON & JENNINGS (1969: 22; siehe zudem BÜRGER 1895, RIEPEN 1933). Der Vorderdarm *Malacobdella*s zeigt also keine regionale Differenzierung. Beachtet man nun, daß seine tonnenförmige Gestalt notwendig als apomorphes Merkmal zu werten ist und abstrahiert man daher hiervon (vgl. oben), so bleibt ein einfacher zylindrischer Vorderdarm, wie er von den anoplen Nemertinen bekannt ist. In selbige Richtung weisen die Papillen der Vorderdarm-Wand *Malacobdella*s, da sie ebenfalls in kausalem Zusammenhang mit der filtrierenden Ernährungsweise stehen.

Als Ergebnis der vorangegangenen Abstraktionen erhält man einen einfach gestalteten Vorderdarm, wie er für die anoplen Nemertinen charakteristisch ist, allerdings auch von einigen Hoplonemertinen bekannt ist. Diesbezüglich sei an jene Hoplonemertinen erinnert, denen entweder der Ösophagus (sensu SENZ 1993d) oder der Pylorus, bzw. beide Strukturen fehlen, sodaß nur der Magen vorhanden ist (z.B. *Gononemertes* BERGENDAL, 1900, *Emplectonema* STIMPSON, 1857 spp., *Prostoma* DUGÈS, 1828 spp.). Aufgrund des phänotypischen Erscheinungsbildes besitzen die Vorderdärme zumindest einiger dieser Nemertinen eine gewisse Ähnlichkeit mit jenem *Malacobdella*s (vgl. Figs 1.1 und 1.3). Zudem scheint die Frage sinnvoll, ob nicht die Papillen des Vorderdarms *Malacobdella*s aus den Falten der Magenwand der Hoplonemertinen entstanden sein können?

Aufgrund der Ausführungen in 3.1 muß diese Möglichkeit vor dem Hintergrund der Gesamtorganisation *Malacobdella*s betrachtet werden. Hierum bemüht gilt es zunächst die sogenannte Vorderdarm-Muskulatur zu beachten: Aufgrund mechanischer Zwänge ist in den Nemertinen ein einfach gestalteter Vorderdarm mit einem geschlossenen Zentralraum gekoppelt (Fig. 2.1; vgl. SENZ 1995). In *Malacobdella* tritt um den Vorderdarm eine einfache Ringmuskulatur auf (Fig. 2.3), die in der Literatur als Vorderdarm-Muskulatur bezeichnet wird (RIEPEN 1933). SENZ (1993b) diskutiert die Möglichkeit, daß es sich hierbei um die innere Ringmuskelschicht der plesiomorph gestalteten Körperwand-Muskulatur der Nemertinen handelt (Fig. 2.1). Legt man hieran die Zentralraum-Theorie (vgl. SENZ 1995) an, so zeigt sich, daß dem der Fall ist. Vergleicht man nämlich die Verhältnisse in *Malacobdella* mit jenen einer geschlossenen Zentralraum-Organisation (vgl. Figs 2.1 und 2.3), so kann aufgrund dieser Annahme vollständige Übereinstimmung erzielt werden. Die Ausbildung der Leisten in *Malacobdella* ist hierbei aufgrund der Biologie dieser Tiere funktionell einsichtig (vgl. unten). Das Auftreten einer schwachen, aber immerhin als Zylinder entwickelten, inneren Ringmuskelschicht in *Malacobdella* erhärtet also den Eindruck, daß diese Tiere von Vorfahren mit einem einfach gestalteten Vorderdarm abstammen. Zugleich bedeutet diese Aussage noch nicht, daß die Leisten *Malacobdella*s in toto auf die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

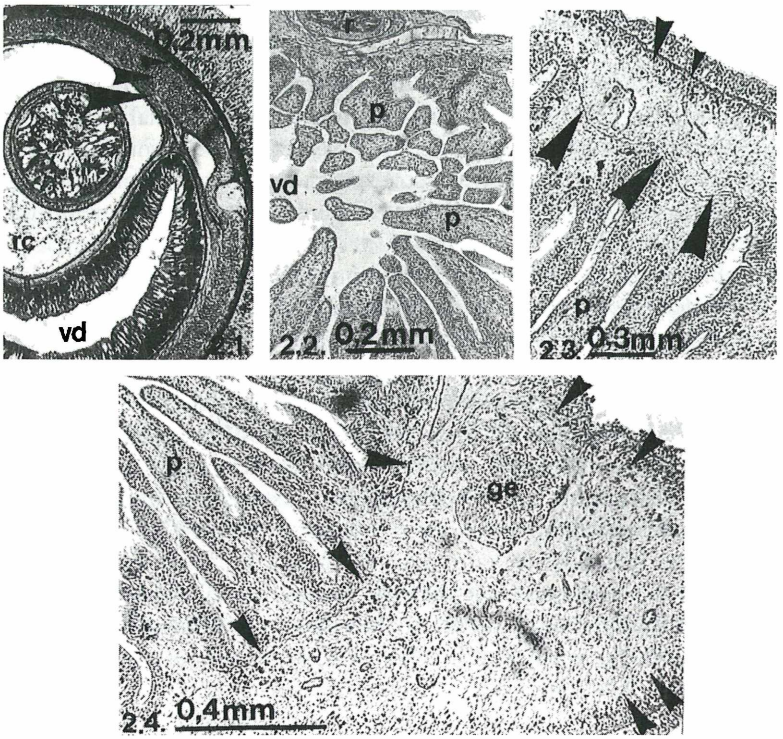



Abb. 2. **2.1** *Tubulanus theeli* BERGENDAL, 1902: Querschnitt durch die Vorderdarm-Region zur Demonstration eines geschlossenen Zentralraumes (die Schichten der Körperwand liegen einander sowie dem Rhynchocoel und Darmtrakt direkt an; kleine Pfeilspitze: äußere Ringmuskelschicht, mittlere Pfeilspitze: Längsmuskelschicht, große Pfeilspitze: innere Ringmuskelschicht); **2.2** *Malacobdella grossa* (MÜLLER, 1776): Querschnitt durch die Vorderdarm-Region; **2.3** *M. grossa*: Darstellung der Körperwand-Muskulatur in der Vorderdarm-Region (Querschnitt): die innere Ringmuskelschicht ist von der übrigen Körperwand abgehoben und bildet die sogenannte 'Vorderdarm-Muskulatur' (Pfeilspitzen wie in 2.1); **2.4** *M. grossa*: Querschnitt durch die Gehirn-Region: Leisten-Bereich umfangreich (die dargestellte Leiste nimmt den gesamten Platz zwischen den Pfeilen der linken und rechten Bildhäfte ein). *ge* Gehirn, *p* Papille der Vorderdarmwand, *r* Rüssel, *rc* Rhynchocoel, *vd* Vorderdarm

kommensale Lebensweise dieser Tiere rückzuführen sind. Es sind nämlich auch Hoplonemertinen bekannt, in deren Vorderdarm-Region einfache Leisten auftreten in denen ein Muskelfaser-Geflecht vorliegt das der inneren Ringmuskelschicht zuzurechnen ist und das noch deutlich seine Herkunft von einem Muskelzylinder der Körperwand zeigt (z.B.: *Emplectonema gracile* JOHNSTON, 1837, *Atrionemertes greenlandica*; pers. Beob.;

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

*Ischyronemertes heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859); vgl. SENZ im Druck: Fig. 1.3).

Am Mitteldarm *Malacobdella*s fallen insbesondere die Schleifen auf, in die dieser gelegt ist. Diese müssen als apomorphes Merkmal dieses Taxons gelten, insofern sie von keiner anderen Nemertine bekannt sind. Abstrahiert man von diesem Merkmal, so erhält man einen geraden, taschenlosen Mitteldarm, wie er auch von einigen wenigen Palaeonemertinen bekannt ist (vgl. SENZ 1995).

Zieht man somit vom Darmtrakt von *Malacobdella* jene Merkmale ab, die mit den erwähnten biologischen apomorphen Merkmalen funktionell gekoppelt, bzw. sicher apomorph sind, so erhält man einen ausgesprochen einfach gestalteten Darmtrakt, insbesondere soweit es den Mitteldarm anbelangt. Das Fehlen der Mitteldarm-Seitentaschen ist insofern von Bedeutung, als die Schleifen, in die der Mitteldarm *Malacobdella*s gelegt ist, selbige Aufgabe wie die Seitentaschen erfüllen, nämlich in Zusammenhang mit der Ausbildung von Leisten diese mit resorbierenden Darmoberflächen zu versorgen (vgl. SENZ 1995, 1997). Die Schleifen-Bildung des Mitteldarms kann auch nicht mit der Formveränderbarkeit *Malacobdella*s (Fig. 1.2) erklärt werden, da die hierbei auftretenden Kontraktionen und Verlängerungen des Körpers auch bei anderen Nemertinen auftreten (in zumeist erheblich größerem Ausmaß), ohne daß die Seitentaschen des Mitteldarms hinderlich wären.

Es gibt nun keinen Grund anzunehmen, daß *Malacobdella* von Nemertinen abstammt, die Seitentaschen des Mitteldarmes besessen haben, und die in den direkten Vorfahren von *Malacobdella* reduziert worden sind. Dies würde nämlich bedeuten, daß die Seitentaschen rückgebildet worden sind, nur um sogleich von einem funktionellen Äquivalent, nämlich der Schleifen-Bildung, ersetzt zu werden. Die Annahme dieses seitentaschenlosen Zwischenstadium entspräche einer Zusatzhypothese, für die es keine Rechtfertigung geben kann und das daher dem Parsimonieprinzip widerspricht. Dies erlaubt den Schluß, daß *Malacobdella* von Nemertinen mit einem (beinahe) geschlossenen Zentralraum in der Mitteldarm-Region abstammen. Aufgrund obiger Angaben zur Vorderdarm-Region legt dies nahe, daß auch in dieser entweder ein geschlossener Zentralzylinder vorgelegen haben wird, oder aber einfache Leisten.

Die stark entwickelten Leisten von *Malacobdella* müssen somit in der Rekonstruktion der Phylogenese *Malacobdella*s in direktem Zusammenhang mit der kommensalen Lebensweise dieser Tiere gesehen werden können. Alleine diese kann begründet als Ursache für die Leisten-Bildung herangezogen werden. Die Annahme, daß es sich hierbei um ein ererbtes Merkmal handelt, würde die soeben erwähnte Zusatzhypothese provozieren (= wären die Leisten ererbt, so würden Mitteldarm-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Seitentaschen auftreten, also ein Wechsel anzunehmen sein, was nicht begründet werden kann).

Hierfür läßt sich ein weiteres Argument anführen. In den meisten kommensalen Nemertinen ist der Rüsselapparat auf den vorderen Bereich des Körpers eingeschränkt (Tabelle 1). In *Malacobdella* reicht er aber zumindest in die zweite Körperhälfte (vgl. Tabelle 1). In Relation zum Durchmesser des Körpers ist das Rhynchocoel in *Malacobdella* aber auffallend schmal (KOZLOFF 1991, RIEPEN 1933). Diese Situation muß nicht in toto als Reduktionserscheinung verstanden werden. Hierzu gilt es zu beachten, daß die Leisten in *Malacobdella* ausgesprochen stark entwickelt sind (Fig. 2.4). Hierdurch entsteht die Möglichkeit annehmen zu können, daß in der stammesgeschichtlichen Linie zu *Malacobdella* aufgrund der Leisten eine Zunahme des Körperquerschnittes aufgetreten ist, die ohne Auswirkung auf das Rhynchocoel geblieben ist, sodaß es schlußendlich als relativ enger Kanal im Körper erscheint. Zugleich mag eine gewisse Verringerung des Rhynchocoel-Durchmessers aufgetreten sein, in Zusammenhang mit der Reduktion der Bedeutung der Zentralraum-Organisation.

Der postseptale Rüsselapparat *Malacobdella*s weist also keine wesentlichen Reduktionen auf. Diese können somit auch nicht bei dem direkten Vorfahren *Malacobdella*s vorgelegen haben. Dies, wie auch obige Ausführungen zum Vorderdarm berechtigen zu der Aussage, daß sich der direkte Vorfahre *Malacobdella*s macrophag ernährt hat (vgl. MCDERMOTT & ROE, 1985, für die einzelnen Ernährungsweisen der Nemertinen).

Dies bedeutet, daß ein (beinahe) geschlossener Zentralraum noch vorgelegen sein muß, als es bereits zu einer Assoziation zwischen dem direkten Vorfahren von *Malacobdella* und den Muscheln gekommen ist. In anderen Worten: Für die Reduktion der Bedeutung der Zentralraum-Organisation (bzw. für die Ausbildung der starken Leisten) liegt kein anderer Hinweis als die kommensale Lebensweise vor.

Aufgrund des gegenwärtigen Kenntnisstandes bieten sich in Zusammenhang mit der kommensalen Lebensweise zwei Möglichkeiten an, die Organisation *Malacobdella*s aus einer solchen mit geschlossenem Zentralraum abzuleiten. Die eine bezieht sich auf die Ernährungs- die andere auf die Fortpflanzungsbiologie. Kommensale Nemertinen zeigen zumeist eine starke Vermehrung der Gonaden (ROE 1988; vgl. Tabelle 1). Hierauf könnte die Ausbildung starker Leisten der Mitteldarm-Region ursächlich rückgeführt werden, da die Gonaden in diesen auftreten (vgl. SENZ 1995). Obschon dies sicherlich mit ein Grund für die Ausbildung starker Leisten gewesen sein wird, scheint nicht einsichtig, wie aus dieser Situation das übrige Ensemble apomorpher Merkmale der *Malacobdella*-Organisation kausal abgeleitet werden könnte.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1. Auflistung der im Text diskutierten Merkmale parasitärer und kommensaler Hoplonemertinen

| Nemertini | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Malacobdella* BLAINVILLE, 1827 | Muscheln | 66–100% | – | 0 | + | – | – | 3, 5, 11 13, 15 |
| *Carcinonemertes* COE, 1902 | Krabben | < 10% | +[a] | + | + | + | – | 9, 10, 14 |
| *Pseudocarcinonemertes homari* FLEMING & GIBSON, 1981 | Krebse | 50% | + | + | + | + | + | 4 |
| *Alaxinus oclairi* GIBSON et al., 1990 | Krebse | 95% | + | + | + | + | + | 9 |
| *Gononemertes parasita* BERGENDAL, 1900 | Ascidien | 10% | – | – | + | + | + | 1, 6 |
| *Gononemertes australiensis* GIBSON, 1974 | Ascidien | 15% | + | + | + | + | + | 6 |
| *Cryptonemertes actinophila* (BÜRGER, 1904) | Anemonen | 15–25% | + | + | + | + | + | 7 |
| *Nemertopsis quadripunctatus* (QUOY & GAIMARD, 1833) | Entenmuscheln | 17% | + | + | + | + | + | 8 |
| *Nemertopsis tetraclitophila* GIBSON, 1990 | Entenmuscheln | < 33% | + | + | + | + | + | 8 |
| *Asteronemertes gibsoni* CHERNYSHEV, 1991 | Seesterne | 100% | + | + | – | + | + | 2 |
| *Tetrastemma commensalis* (KAYO, 1954)[b] | Seesterne | 75% | + | + | – | + | + | 2, 12 |

1: Wirt; 2: Länge des Rhynchocoels relativ zur Körperlänge; 3: Stilett-Apparat vorhanden (+) oder nicht (–); 4: Rüssel Monostilifera-artig dreiteilig (+), Mittelteil und posteriorer Teil des Rüssels weitestgehend reduziert (–), Rüssel einheitlich gebaut (0); 5: Gonaden zahlreich vorhanden (+) oder nicht (–); 6: Seitentaschen des Mitteldarms vorhanden (+) oder nicht (–); 7: Cerebralorgane vorhanden (+) oder nicht (–); 8: Literatur.

[a] Reservestilett-Taschen nur in sehr jungen Individuen vorhanden (GIBSON, pers. Mitt.)

[b] Sehr wahrscheinlich gehört diese Art zu *Asteronemertes* (CHERNYSHEV, pers. Mitt.).

Literatur: 1: BRINKMANN (1927); 2: CHERNYSHEV (1991); 3: COE (1945); 4: FLEMING & GIBSON (1981); 5: GIBSON (1968), 6: (1974), 7: (1986b), 8: (1990); 9: GIBSON et al. (1990); 10: HUMES (1942); 11: KAWAI & YAMAOKA (1940); 12: KAYO (1954); 13: KOZLOFF (1991); 14: MCDERMOTT & GIBSON (1993); 15: RIEDEN (1933).

Anders verhält es sich bezüglich der zweiten Möglichkeit. Es wurde bereits betont, daß der direkte Vorfahre *Malacobdella*s noch eine macrophage Ernährung besaß. Zugleich ist davon auszugehen, daß es zur Nutzung der von der Muschel in den Pallial-Raum eingestrudelten Klein-Lebewesen gekommen sein muß. Die Ausrichtung hierauf, genauerhin

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die Bildung eines hierfür geeigneten Vorderdarms, kann als der zu fordernde Ordnungsparameter angesehen werden, insofern als das übrige Ensemble apomorpher Merkmale hiermit in Zusammenhang gebracht werden kann. Ausschlaggebend hierfür ist die hierdurch ausgelöste Reduktion der Zentralraum-Organisation. Diese ist darauf zurückzuführen, daß mit der neuen Art der Ernährung zwei wesentliche funktionelle Aspekte der Zentralraum-Organisation an Bedeutung verlieren, nämlich die daran gekoppelte plesiomorphe Art der Nahrungsaufnahme und die Ausstülpung des Rüssels (vgl. SENZ 1995). Weiters kann gefolgert werden, daß mit der Etablierung der filtrierenden Ernährungsweise ein Impuls in Richtung semi-sessile Lebensweise gesetzt worden ist. Dies bedeutet zunächst, daß die Zentralraum-Organisation auch in puncto Lokomotion mittels Peristaltik an Bedeutung verliert. Zugleich bedeutet diese Reduktion der Zentralraum-Organisation die Möglichkeit der Ausbildung starker Leisten. Zur Verwirklichung dieser Leisten wird, wie erwähnt, auch die Vermehrung der Gonaden einen Impuls geliefert haben. Zugleich bedeutet die Ausbildung von starken Leisten eine Körperabflachung (SENZ 1995), die funktionell mit dem Ciliengleiten gekoppelt ist. Trotz der semi-sessilen Lebensweise wird diesem insofern vermehrt Bedeutung zukommen, als Lokomotion mittels Peristaltik in dieser Situation nicht mehr effektiv gestaltet werden kann. Es kann daher ein zweiter Impuls für die Körperabflachung angegeben werden. Die eingetretene Ausrichtung auf das Ciliengleiten fällt bei *Malacobdella* aber auf besondere Weise aus, führt sie doch zu dem Gleit-Schreiten (vgl. oben), und damit zusammenhängend zur Bildung des Saugnapfes. Für die ciliäre Fortbewegung als solche ist dieser Saugnapf nicht nötig. Funktionell einsichtig ist das Auftreten dieser Struktur nur in Verbindung mit der Ausrichtung auf die semi-sessile Lebensweise, insofern als der Saugnapf die Möglichkeit zur Verankerung bietet. Mit der Etablierung dieses Merkmal-Komplexes wird auch die gedrungene Körperform *Malacobdella*s in Zusammenhang stehen, da sie funktionell mit dem Gleit-Schreiten gekoppelt ist.

Auf die Änderungen des Preseptalraumes in Zusammenhang mit der Ausrichtung auf eine filtrierende Ernährung wurde bereits hingewiesen (vgl. zudem SENZ 1993b). Ebenso darauf, daß die Schleifen-Bildung des Mitteldarms den Gesetzmäßigkeiten der Leisten-Bildung innerhalb der Nemertinen entspricht, also als alternative Möglichkeit zur Etablierung von Mitteldarm-Seitentaschen zu verstehen ist.

Andere Merkmale, wie z.B. das Fehlen der Cerebralorgane (vgl. HAMMERSTEN 1918, RIEPEN 1933) können gegenwärtig nicht sinnvoll in die Ableitung eingegliedert werden, da zu wenig von *Malacobdella* bekannt ist. Die erwähnten Cerebralorgane könnten *Malacobdella* primär fehlen,

©Akademie d. Wissenschaften Download unter www.biologiezentrum.at

insofern als diese Organe erst innerhalb der Nemertinen entstanden sind, andererseits könnten sie im Zuge der Ausbildung der kommensalen Lebensweise reduziert worden sein. Von den kommensalen und parasitischen Nemertinen fehlen diese Organe sekundär aber nur *Carcinonemertes* COE, 1902 (vgl. Tabellei auch in *Uchidana parasita* IWATA, 1967, der einzigen anoplen kommensalen, bzw. parasitischen Nemertine, treten diese Organe auf; vgl. IWATA 1967).

Damit ist die stammesgeschichtliche Ausbildung der Organisation *Malacobdella*s (soweit möglich) in groben Zügen skizziert, wobei die Änderungen im Bereich des Vorderdarms als Ordnungsaparameter in Erscheinung treten.

### 2.3 Zur systematischen Stellung von *Malacobdella*

Die soeben gewonnenen Hinweise gilt es nun für die systematische Einordnung von *Malacobdella* zu nutzen.

Für einen näheren Vergleich von *Malacobdella* mit den Heteronemertinen gibt es keinerlei Anhaltspunkte, sodaß diese Variante aus der Diskussion ausgeschlossen werden kann.

Für die Annahme, daß die Hoplonemertinen die nächsten Verwandten von *Malacobdella* sind haben sich gegenüber der Enopla-Theorie keine neuen nAnhaltspunkte ergeben. Der Theorie, daß *Malacobdella* in die Hoplonemertinen einzureihen ist, steht nun vor allem entgegen, daß ein derart einfacher Mitteldarm, wie er für den unmittelbaren Vorfahren *Malacobdella*s rekonstruiert worden ist, von keiner rezenten Hoplonemertine bekannt ist. Dieses Merkmal kann somit auch nicht für die Stammart dieses Taxon veranschlagt werden. Innerhalb des Taxons Hoplonemertini scheint daher die Ausbildung eines in Schleifen gelegten Mitteldarms ausgeschlossen.

Somit bleiben die Palaeonemertinen für die systematische Einordnung *Malacobdellas* über. Das Taxon Palaeonemertini ist mit Sicherheit kein Monophylum (SENZ 1993c). Die Palaeonemertinen zeichnen sich primär durch das Fehlen der für die Hoplo- und Heteronemertinen charakteristischen Merkmale aus, wobei eine sichere Abgrenzung gegen letztere nicht möglich ist (SENZ 1993c). Palaeonemertini kann daher als ein Paraphylum verstanden werden, das sich durch das Fehlen, bzw. die lediglich fakultative Ausbildung bestimmter Merkmale auszeichnet, die innerhalb der Nemertinen abgeleiteten Charakter besitzen. Die Palaeonemertinen derart verstanden ermöglichen, daß *Malacobdella* direkt aus diesem Taxon abgeleitet werden kann, unabhängig von den Hetero- und Hoplonemertinen. Ausschlaggebend hierfür ist, daß der taschenlose Mitteldarm, der einfache Vorderdarm sowie der geschlossene Zentralraum der direkten

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vorfahren *Malacobdella*s Merkmale darstellen, die für die Stammart der Nemertinen charakteristisch sind (SENZ in subm.), und bei rezenten Palaeonemertinen angetroffen werden können (SENZ 1997).

Damit kann *Malacobdella* zwar kein konkreter systematischer Platz innerhalb der Nemertinen zugewiesen werden, wohl aber das Suchfeld für künftige Studien in einer Weise eingeengt werden, die das gegenwärtige Wissen in einer evolutionstheoretisch sinnvollen Weise verarbeitet.

## Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. L. Salvini-Plawen (Universität Wien) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Anregungen. Bei Herrn Dr. A. Chernyshev (Universität Vladivostock) möchte ich mich für die Bereitstellung von Informationen bezüglich *Asteronemertes* bedanken.

## Literatur

BERGENDAL D.: Über ein paar sehr eigenthümliche nordische Nemertinen. – Zool. Anz. 23, (1900) 313–328.

BÖHMIG L.: Nemertini: – In: Kükenthal, W. & Krumbach, T. (Hrsg.): Handb. Zool., 2, (1929) 1–110. Berlin, Leipzig (De Gruyter).

BRINKMANN A.: Die pelagischen Nemertinen. – Berg. mus. skr. 3, (1917) 1–194.

BRINKMANN A.: *Gononemertes parasita* und ihre Stellung im System. – Nytt Mag. Naturvid. 65, (1927) 57–81.

BÜRGER O.: Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. – Flora Fauna Neapel 22, (1895) 1–743.

BÜRGER O.: Nemertini. – In: Bronn H.G. (Hrsg.): Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, 4, (1897–1907) 1–542.

CHERNYSHEV A. V.: *Tetrastemma commensalis* and *Asteronemertes gibsoni* gen. et sp. n. (Hoplonemertinea: Tetrastemmidae) – commensals of starfish. – Zool. zhurn. 70, (1991) 34–39. (in Russisch mit englischer Zusammenfassung)

COE W. R.: *Malacobdella minuta*, a new commensal nemertean. – J. Wash. Acad. Sci. 35, (1945) 65–67.

CRANDALL F. B.: Major characters and Enoplan systematics. – Hydrobiologia 266, (1993) 115–140.

EGGERS F.: Zur Bewegungsphysiologie von *Malacobdella grossa* Müll. – Z. wiss. Zool. 147, (1935) 101–131.

FLEMING L. C. and GIBSON R.: A new genus and species of monostiliferous hoplonemerteans, ectohabitant on lobsters. – J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 52, (1981) 79–93.

FREY H. and LEUKART R.: Beiträge zur Kenntnis wirbelloser Thiere. – Braunschweig. (Nicht im Original gesehen) (1847).

FRIEDRICH H.: Studien zur Morphologie, Systematik und Ökologie der Nemertinen der Kieler Bucht. – Arch. Naturgesch. 4, (1935a) 293–375.

FRIEDRICH H.: Neue Hoplonemertinen der Kieler Bucht.-Schr. naturw. Ver. Schl.-Holst. 21, (1935b) 10–19.

FRIEDRICH H.: Beiträge zu einer Synopsis der Gattungen der Nemertini monostilifera nebst Bestimmungsschlüssel. – Z. wiss. Zool. 158, (1955) 133–192.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Friedrich H.: Zur Morphologie des Vorderdarms der monostiliferen Hoplonemertinen. – Ver. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 4, (1956) 45–53.

Gibson R.: Occurrence of the entocommensal rhynchocoelan, *Malacobdella grossa*, in the oval piddock, *Zirfaea crispata*, on the Yorkshire coast. – J. mar. biol. Ass. UK 47, (1967) 301–317.

Gibson R.: Studies on the biology of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. – J. mar. biol. Ass. UK 48, (1968) 637–656.

Gibson R.: A new species of commensal hoplonemertean from Australia. – Zool. J. Linn. Soc. 55, (1974) 247–266.

Gibson R.: Nemerteans of the Great Barrier Reef. 1. Anopla Palaeonemertea. – Zool. J. Linn. Soc. 65, (1979) 305–337.

Gibson R.: A new monostiliferous hoplonemertean, *Meionemertes polygonimos* gen. et sp. nov., from the South Pacific (Nemertea). – Zool. Anz. 216, (1986a) 279–288.

Gibson R.: Redescription and taxonomic reappraisal of *Nemertopsis actinophila* Bürger, 1904 (Nemertea: Hoplonemertea: Monostilifera). – Bull. Mar. Sci. 39, (1986b) 42–60.

Gibson R.: Evolutionary relationships between mono- and polystiliferous hoplonemerteans: *Nipponnemertes* (Cratenemertidae), a 'missing link' genus? – Hydrobiologia 156, (1988) 61–74.

Gibson R.: The macrobenthic nemertean fauna of Hong Kong. – In: Morton, B.S. (ed.): Proceedings of the second international marine biological Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China, 1, (1990a) 33–212. Hong Kong (University Press).

Gibson R.: The macrobenthic nemertean fauna of the Albany region. Western Australia. – In: Wells, F.E., Walker, D.I., Kirkman, H. & Lethbridge, R. (eds.): Proceedings of the third international marine biological workshop: The marine flora and fauna of Albany, Western Australia, 1, (1990b) 89–194. Perth (Western Australian Museum).

Gibson R. and Jennings J. B.: Observations on the diet, feeding mechanisms, digestion and food reserves of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. – J. mar. biol. Ass. UK 49, (1969) 17–32.

Gibson R., Wickham D. E. and Kuris A. M.: A new genus and species of monostiliferoidean nemertean (Nemertea: Enopla) found on an egg mass of the anomuran decapod *Paralithoides camtschatica*. – Zool. J. Linn. Soc. 98, (1990) 185–198.

Hammersten O.: Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Malacobdella grossa*. – Arb. zool. Inst. Stockh. 11, (1918) 1–95.

Hoffmann C. K.: Zur Anatomie und Ontogenie von *Malacobdella*. – Niederland. Arch. Zool. 4, (1877–1878) 1–29.

Hubrecht A. A. W.: The genera of European Nemerteans critically revised, with description of several new species. – Not. Roy. zool. Mus. Leyden 1, (1879) 193–232.

Humes A. G.: The morphology, taxonomy, and bionomics of the nemertean genus *Carcinonemertes*. – Ill. Biol. Monogr. 18, (1942) 1–105.

Iwata F.: Nemerteans from Sagami Bay. – Publs. Akkeshi mar. biol. Stn. 7, (1957) 1–31.

Iwata F.: Studies on the comparative embryology of nemerteans with special reference to their interrelationships. – Publs. Akkeshi mar. biol. Stn. 10, (1960) 1–51.

Iwata F.: *Uchidana parasita* nov. gen, et nov. sp., a new parasitic nemertean from Japan with peculiar morphological characters. – Zool. Anz. 178, (1967) 122–136.

Iwata F.: Axial changes in the nemertinean egg and embryo during development and its phylogenetic significance. – J. Zool. 168, (1975) 521–526.

Iwata F.: Foregut formation of the nemertineans and its role in nemertinean systematics. – Amer. Zool. 25, (1985) 23–36.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

JESPERSEN A. and LÜTZEN J.: Ultrastructure and morphological interpretation of the circulatory system of Nemerteans (phylum: Rhynchocoela). – Vid. Medd. Dansk nat. For. 147, (1988) 47–66.

KAWAI S. and YAMAOKA T.: On *Malacobdella japonica*. – Zool. Mag. 52, (1940) 225–259. (in Japanisch mit englischer Zusammenfassung)

KAYO H. H.: The new species *Amphiporus commensalis* n. sp. from ambulacral grooves of the starfish *Crossaster papposus* L. – Uchónye Zapiski LGU 172, (1954) 135–139. (in Russisch).

KEFERSTEIN W.: Untersuchungen über niedere Seethiere. – Z. wiss. Zool. 12, (1862) 1–147.

KENNEL J. v.: Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen. – Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg 4, (1877–1878) 305–381.

KIRSTEUER E.: Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Anatomie der adriatischen Nemertinen (Genera *Tetrastemma, Oerstedia, Oerstediella*). – Zool. Jb. Anat. Onto. 80, (1963) 555–616.

KIRSTEUER E.: Über das Vorkommen von Nemertinen in einem tropischen Korallenriff. 4. Hoplonemertini; Monostilifera. – Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 92, (1965) 289–326.

KOZLOFF E. N.: *Malacobdella siliquae* sp. nov. and *Malacobdella macomae* sp. nov., commensal nemertineans from bivalve molluscs on the Pacific Coast of North America. – Can. J. Zool. 69, (1991) 1612–1618.

MCDERMOTT J. J. and GIBSON R.: *Carcinonemertes pinnotheridophila* sp. n. (Nemertinea, Enopla, Carcinonemertidae) from the branchial chambers of *Pinnixa chaetopterana* (Crustacaea, Decapoda, Pinnotheridae): description, incidence and biological relationships with the host. – Hydrobiologia 266, (1993) 57–80.

MCDERMOTT J. J. and ROE P.: Food, feeding behaviour and feeding ecology of nemertineans. – Amer. Zool. 25, (1985) 113–125.

MCINTOSH W. C.: A monograph of the British Annelids. 1, (1873–1874) 1–214. London (Ray Society).

MOORE J. and GIBSON R.: The *Geonemertes* problem (Nemertea). – J. Zool. 194, (1981) 175–201.

MÜLLER O. F.: Zoologiae Danicae Prodromus, seu Animalium Daniae et Norvegiae Indigenarum. 282 pp. Copenhagen (1776) (Havniae).

NORENBURG J. L.: *Riserius pugetensis* gen., sp. n. (Nemertina: Anopla), a new mesopsammic species, and comments on phylogenetics of some anoplan characters. – Hydrobiologia 266, (1993) 203–218.

PANTIN C. F. A.: Locomotion in British terrestrial nemertines and planarians: with a discussion on the identity of *Rhynchodemus bilineatus* (Mecznokow) in Britain, and on the name *Fasciola terrestris* O.F.M. – Proc. Linn. Soc. 162, (1950) 23–37.

RIEPEN O.: Anatomie und Histologie von *Malacobdella grossa* (MÜll.). – Z. wiss. Zool. 143, (1933) 323–496.

ROE P.: Ecological implications of the reproductive biology of symbiotic nemertineans. – Hydrobiologia 156, (1988) 13–22.

SCHULTZE M.: Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. S. 78 (1851) Greifswald (Koch).

SCHULTZE M.: Zoologische Skizzen. – Z. wiss. Zool. 4, (1853) 178–195.

SEMPER C.: Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. – Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg 3, (1876) 1–366.

SENZ W.: On the phylogenetic origin of the heteronemertinean (Nemertini) outer longitudinal muscle layer and dermis. – Zool. Anz. 228, (1992) 91–96.

SENZ W.: Gibson's approach to hoplonemertean (Nemertini) phylogeny: an alternative. – Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 120, (1993a) 309–320.

SENZ W.: On the preseptal area in Nemertini: The inner circular muscle layer of the body wall. – Zool. Anz. 231, (1993b) 139–150.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

SENZ W.: Nemertinen der europäischen Küstenbereiche (Nebst ergänzenden Angaben zur Anatomie von *Apatronemertes albimaculosa* Wilfert & Gibson, 1974). – Ann. Naturhist. Mus. Wien 95/95B, (1993c) 47–145.

SENZ W.: *Atrionemertes greenlandica* gen. et spec. nov. (Nemertini: Hoplonemertini). – Zool. Anz. 231, (1993d) 139–150.

SENZ W.: On the occurrence of the cephalic gland in the epidermis and rhynchodaeal wall in nemertineans. – Bonn. zool. Beitr. 45, (1994) 79–86.

SENZ W.: The 'Zentralraum': An essential character of the nemertean organisation. – Zool. Anz. 234, (1995) 53–62.

SENZ W.: Über Organisation und Stammesgeschichte der Nemertinen – eine Untersuchung basierend auf kritischen Überlegungen zur Theorie der Stammesgeschichtsforschung. – Sitzungsber. Akad. Wien, Naturwiss. Kl. Abt. I. (1997), 3–38.

SENZ W. (im Druck): Redescription and systematic discussion of *Amphiporus heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859) (Nemertini: Hoplonemertini: Monostilifera). – Spixiana.

STIASNY-WIJNHOFF, G.: Die Gattung *Zygonemertes*. – Zool. Anz. 47, (1916) 14–18.

STIASNY-WIJNHOFF G.: On Brinkmann's system of the Nemertinea Enopla and *Siboganemertes weberi* n.g.n.sp. – Quart. J. Microsc. Sci. 67, (1923) 627–669.

STIASNY-WIJNHOFF G.: Die Polystilifera der Siboga-Expedition. – Siboga-Exped. Monogr. 22, (1936) 1–214.

SUNDBERG P.: Gibson's reclassification of the enoplan nemerteans (Enopla, Nemertea): a critique and cladistic analysis. – Zool. Scr. 19, (1990) 133–140.

VERRILL A. E.: The marine nemerteans of New-England and adjacent waters. – Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 8, (1892) 382–456.

WIJNHOFF G.: Die Systematik der Nemertinen. – Zool. Anz. 40, (1912) 337–341.

WIJNHOFF G.: Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. II. systematischer Teil. – Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 34, (1913) 291–320.

WIJNHOFF G.: The proboscidian system in nemertines. – Q. J. Microsc. Sci. 60, (1914) 273–312.

**Anschrift des Verfassers**: Dr. W. SENZ, Zoologisches Institut, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.